

УДК 576.895.122 + 591.16

**ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОКОЛЕНИЯ SANGUINICOLA ARMATA
(TREMATODA: SANGUINICOLIDAE)**

© И. В. Сендерский, И. В. Курбатов, А. А. Добровольский

Дочерние спороцисты *Sanguinicola armata* представлены несколькими генерациями, смена которых протекает в значительной мере синхронно в соответствии со сменой сезонов года. Молодые, приступающие к размножению особи отрождают исключительно церкарий. Более старые спороцисты переходят к продуцированию себе подобных. При этом развивающиеся в них молодые спороцисты не покидают материнский организм, а остаются в нем. В результате на гистологических срезах очень часто удается наблюдать характерные «матрещечные» структуры. Герминальные массы дочерних спороцист *S. armata* обладают рядом специфических особенностей, отсутствующих в аналогичных образованиях дочерних спороцист других trematod.

В последние годы отмечается явный рост интереса к крайне специализированной группе trematod — кровепаразитам рыб, в настоящее время объединяемых в 2 семейства (Aporocotylidae, Sanguinicolidae) (Yamaguti, 1958) и включаемых в отряде Schistosomatida наряду с остальными кровепаразитами позвоночных животных (Азимов, 1975). Однако наши представления о сангвиниколидах (с. л.) и по сей день очень далеки от исчерпывающей полноты.

Особенно досадные пробелы имеются в наших знаниях о партеногенетических поколениях сангвиниколид (с. л.), что неприемлемо по двум причинам. С одной стороны, сангвиниколидам (с. л.) вместе с другими первично фуркоцеркными trematodами придается большое значение в филогенетических построениях (Cribb e. a., 2001b), с другой же — для них характерна несвойственная остальным Digenea чрезвычайно широкая групповая специфичность по отношению к первым промежуточным хозяевам. Их партеногенетические поколения заселяют полихет, двустворчатых и брюхоногих моллюсков, причем они могут быть представлены и редиями, и спороцистами (Martin, 1944, 1952; Køie, 1982; Køie, Peterson, 1988; Smith, 1997a, 1997b; Cribb e. a., 2001a). В то же время сами партениты в большинстве случаев описаны поверхностно. Считанные исследования посвящены расшифровке жизненных циклов сангвиниколид (с. л.) (Scheuring, 1923; Eismont, 1926; Evans, Heckmann, 1973; Kirk, Lewis, 1993). По сути дела, существуют только 2 более или менее приемлемых описания мирадиев: одно, выполненное еще на светооптическом уровне (Eismont, 1926), и второе, хотя и сделанное с использованием электронно-микроскопических методов, но крайне фрагментарное (McMichael-Philips e. a., 1992). Паразитическая фаза развития материнской спороцисты лишь упоминается, но никаких конкретных сведений о ней не приводится (Скрябин, 1951). Очень поверхностные морфологические описания дочерних поколений партенит не дают сколько-нибудь полного представления ни о морфологии, ни об особенностях их размножения, ни о динамике развития в первых промежуточных хозяевах (Гладунко, 1968; Køie, 1982, и др.). Восполнению этого пробела в значительной мере и посвящено настоящее исследование. Спороцисты и церкарии *Sanguinicola armata* ранее описаны не были.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Прудовики *Lymnaea stagnalis*, зараженные спороцистами не идентифицированного вида рода *Sanguinicola*, были собраны в изолированном водоеме на окраине пос. Верево (Ленинградская обл.). Этот небольшой пруд (площадь зеркала в зависимости от сезона года не превышает 50—60 м²) сильно загрязнен и постоянно подвергается мощному антропогенному воздействию. Населяющая его фауна обеднена. Моллюски представлены лишь одним упомянутым выше видом *L. stagnalis*. Из рыб в водоеме обнаружены только караси (*Carassius carassius*).

Сбор материала был проведен в период с сентября 2000 по май 2002 г. Вскрытие карасей показало, что они заражены видом *Sanguinicola armata* (Скрябин, 1951) Половозрелых червей, производящих яйца, обнаружить не удалось. Однако видовая принадлежность всех полученных экземпляров не вызывает сомнений. Об этом свидетельствуют уникальные особенности кутикулярного вооружения покровов марит *S. armata* (Скрябин, 1951). Только у особей этого вида по краям листовидного тела располагаются два продольных ряда очень крупных шипов, которые формируются, по-видимому, на ранних этапах маритогонии. Во всяком случае, даже у самых мелких и ювенильных червей, из числа обнаруженных нами при вскрытии рыб, эти характерные латеральные ряды шипов были хорошо выражены.

Обследование «прудовой» популяции *Lymnaea stagnalis* показало, что они заражены партенитами всего 3 видов Digenea (не идентифицированная *Xiphidiocercaria*, *Cercaria diplostomum chromatophorum* и спороцисты, производящие личинок, относящиеся к морфологической группе Lophocercarien; по: Lühe, 1909). Наличие в рыбах только одного упоминавшегося вида вида сангвиниколид позволяет нам соответственно определить обнаруженных партенит и церкарий как фазы развития *Sanguinicola armata*.

В ноябре, апреле и июле были сделаны фиксации гепатопанкреаса зараженных *Lymnaea stagnalis*. В качестве фиксатора использовали жидкость Буэна. После заливки материала в парафин были изготовлены серии срезов толщиной 4 мкм. В качестве красителя был использован гематоксилин Бемера. Часть препаратов была дополнительно окрашена эозином. Полученные препараты содержали спороцист *Sanguinicola armata* и зародышей церкарий на разных этапах эмбриогенеза. Срезы были исследованы с помощью микроскопов МБИ-3, Loboval и Jenaval с иммерсионными объективами 100× и 120×. Все рисунки сделаны с помощью рисовальных аппаратов РА-4 и РА-10. Изображения срезов получены на микроскопе Carl Ziess, снабженном встроенной цифровой камерой, с использованием объективов 20×, 40× и 100×.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дочерние спороцисты *Sanguinicola armata*, по классификации Гладунко (1968), несомненно, относятся к типу сферических. Они имеют неправильно округлую форму и внешне представляют собой фактически «тонкостенные мешки», как это часто и описывается в литературе. На зрелых живых спороцистах рассмотреть какие-либо детали их организации практически не представляется возможным.

Изучение гистологических срезов выявило значительно более сложную картину, причем картину динамичную, ибо в разные сезоны года строение спороцист и внешние проявления их генеративной активности оказались весьма различными. Это обстоятельство заставляет нас привести 3 отдельных описания состояния микрогемипопуляций дочерних спороцист *S. armata* в соответствии с сезонными пробами. Предваряя эти описания, необходимо специально подчеркнуть, что все обследованные моллюски были очень сильно заражены. Поражение гепатопанкреаса и гонады было практически тотальным.

Осенние пробы (ноябрь 2000 г.). Неправильной формы спороцисты вытесняют практически все ткани внутренностного мешка (рис. 1, А). Сохраняются лишь отдельные дивертикулы гепатопанкреаса и лопасти гонады. Сами спороцисты упакованы

очень плотно, так что между ними не остается свободных промежутков. Столы же плотно они прилегают к остаткам внутренних органов моллюска (рис. 1, *B*). Судя по размерам и состоянию герминального материала, все они составляют практически одновозрастную группу. Стенки спороцист относительно тонкие. Самый наружный слой, по-видимому соответствующий наружной пластинке тегумента, заметно уплотнен и в большинстве случаев хорошо выделяется. Его подстилает несколько более толстый цитоплазматический слой, в котором лишь изредка удается выделять не очень четко обособленные клеточные территории, вероятно представляющие собой отдельные цитоны тегумента. По большей части он имеет вид синцитиальной пластинки, в которой поодиночке или небольшими группами располагаются ядра. Последние полиморфны, но, судя по относительно слабой степени конденсации гетерохроматина, большинство из них функционально еще достаточно активны. Никаких мышечных элементов кожно-мускульного мешка обнаружить не удается.

Все спороцисты обладают хорошо выраженным обширным шизоцелем, в котором в большом количестве располагаются зародыши церкарий, находящиеся на самых разных этапах эмбрио- и морфогенеза — от ранних «зародышевых шаров» (по терминологии: Cheng, 1961) до практически полностью сформированных личинок. Следует подчеркнуть, что все обследованные нами зараженные моллюски в этот период весьма активно эмитировали церкарий.

В отдельных участках пристеночной зоны шизоцеля практически у всех спороцист располагаются небольшие скопления тонковолокнистого матрикса (рис. 2). В очень редких случаях этот матрикс образует тонкие «тяжи», пересекающие шизоцель (рис. 1, *A*).

Практически всегда в скоплениях матрикса можно обнаружить как отдельные ядра, вокруг которых на светооптическом уровне не удается выявить клеточные территории, так и хорошо обособленные клетки. Ядра, погруженные в матрикс, чаще всего располагаются по его периферии и иногда образуют плотные скопления (рис. 2, *A*, *B*). Они имеют неправильно треугольную или полигональную форму. Их кариоплазма практически не содержит гетерохроматина. От ядер других клеток как стенки тела спороцисты, так и связанных непосредственно с матриксом они отличаются наличием очень крупной правильно округлой нуклеолы. Иногда эти ядра связаны не со скоплениями матрикса, а с тонкой выстилкой шизоцеля, которая тоже формируется за его счет.

Что же касается упоминавшихся выше клеток, связанных со скоплениями матрикса, то они представляют собой типичные генеративные клетки, находящиеся на разных стадиях дифференцировки (рис. 1, *B—D*; 2, *A*). Располагаются они, как правило, довольно рыхло в периферических зонах скопления матрикса. Ядра самых мелких из них содержат много гетерохроматина. Морфологически они соответствуют недифференцированным клеткам герминальных масс партенит других trematod. По мере роста клеток и увеличения объема ядер в последних происходит сильная деконденсация хроматина (стадия «светлых» клеток — по: Добровольский и др., 1983). И наконец, замыкают этот ряд крупные клетки с базофильной цитоплазмой и большим пузырьковидным ядром, в котором отчетливо проявляется незначительная реконденсация гетерохроматина. Это зрелые генеративные клетки.

Обычно рядом с описанными выше клеточными скоплениями располагаются и 1—2 эмбриона. Таким образом, эти образования по набору составляющих их элементов соответствуют герминальным массам партенит сосальщиков.

Весенние пробы (апрель 2001 г.). В моллюсках, собранных весной, практически сразу же после таяния льда, общая картина заражения остается внешне такой же. Большое количество практически одновозрастных спороцист плотно заполняет все промежутки между остатками дивертикулов гепатопанкреаса и веточек гонады. За очень редкими исключениями все спороцисты содержат значительное количество зародышей следующего поколения (рис. 1, *E*). Однако детальный анализ показывает, что состояние микрогемипопуляции спороцист в этом случае оказывается совершенно иным.

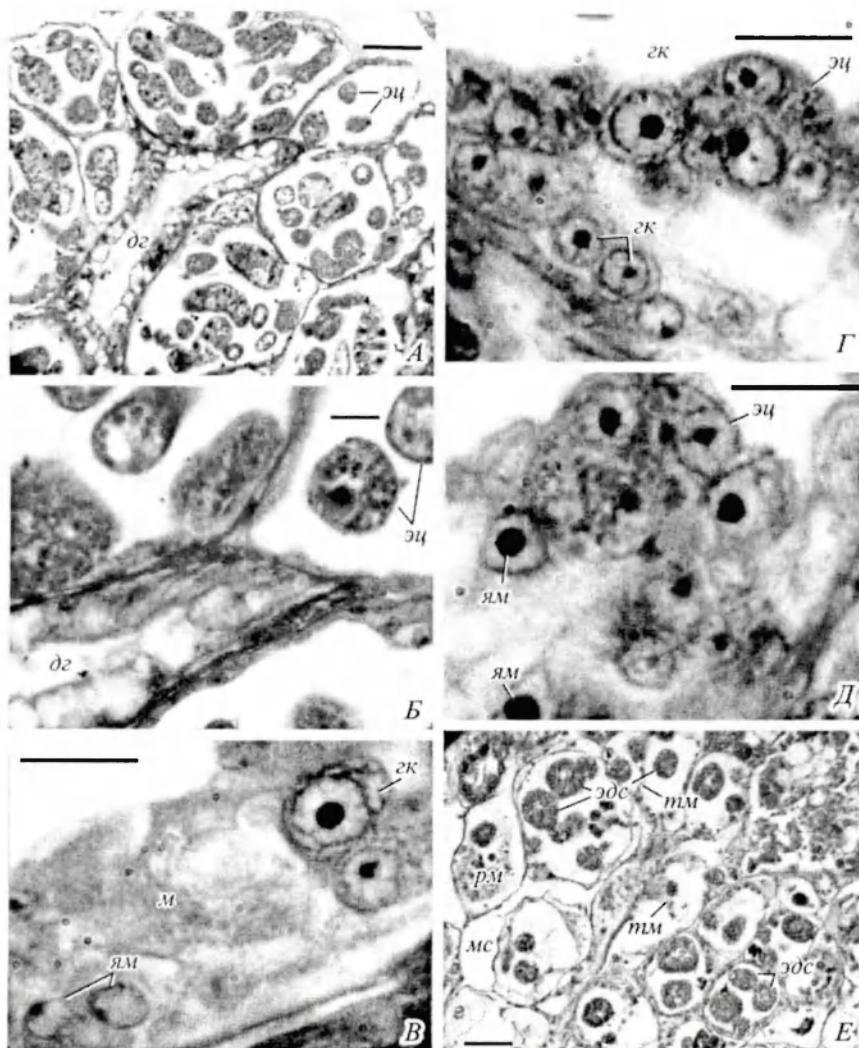


Рис. 1. Дочерние спороцисты *Sanguinicola armata*.

А — осенне заражение, общий вид; Б — зрелые дочерние спороцисты в зоне дивертикула гепатопанкреаса; В—Д — герминальные массы и матрикс; Е — весеннее заражение, общий вид; Ж — дочерня спороциста, содержащая особь следующей генерации с эмбрионами; З — эмбрион дочерней спороцисты на стадии начала формирования шизоцеля; И — летнее заражение, общий вид; К — ювенильные дочерние спороцисты рядом с дивертикулом гепатопанкреаса; Л — группа ядер матрикса в дегенерирующей спороцисте; М — начало формирования ювенильной дочерней спороцисты у стенки дивертикула гепатопанкреаса; дг — дивертикул гепатопанкреаса; ддс — дегенерирующая дочерня спороциста; гк — генеративная клетка; м — матрикс; мс — «матрешечная» структура; рм — разрастающийся матрикс; тм — тяжи матрикса, пересекающие шизоцель; фп — формирующаяся перегородка; эдс — эмбрион дочерней спороцисты; эц — эмбрион церкарии; юдс — ювенильная дочерня спороциста, ям — ядра матрикса. Масштаб: А, Е, И — 0.05 мм, остальные — 0.01 мм.

Fig. 1. Daughter sporocysts of *Sanguinicola armata*.

Прежде всего, в непосредственной близости от остатков внутренних органов моллюска-хозяина появляются, правда в небольшом количестве, очень молодые спороцисты, часто лишенные просвета и содержащие только сплошную массу дифференцирующихся генеративных и недифференцированных клеток. Еще раз следует подчеркнуть, что таких спороцист очень мало — они представлены единичными

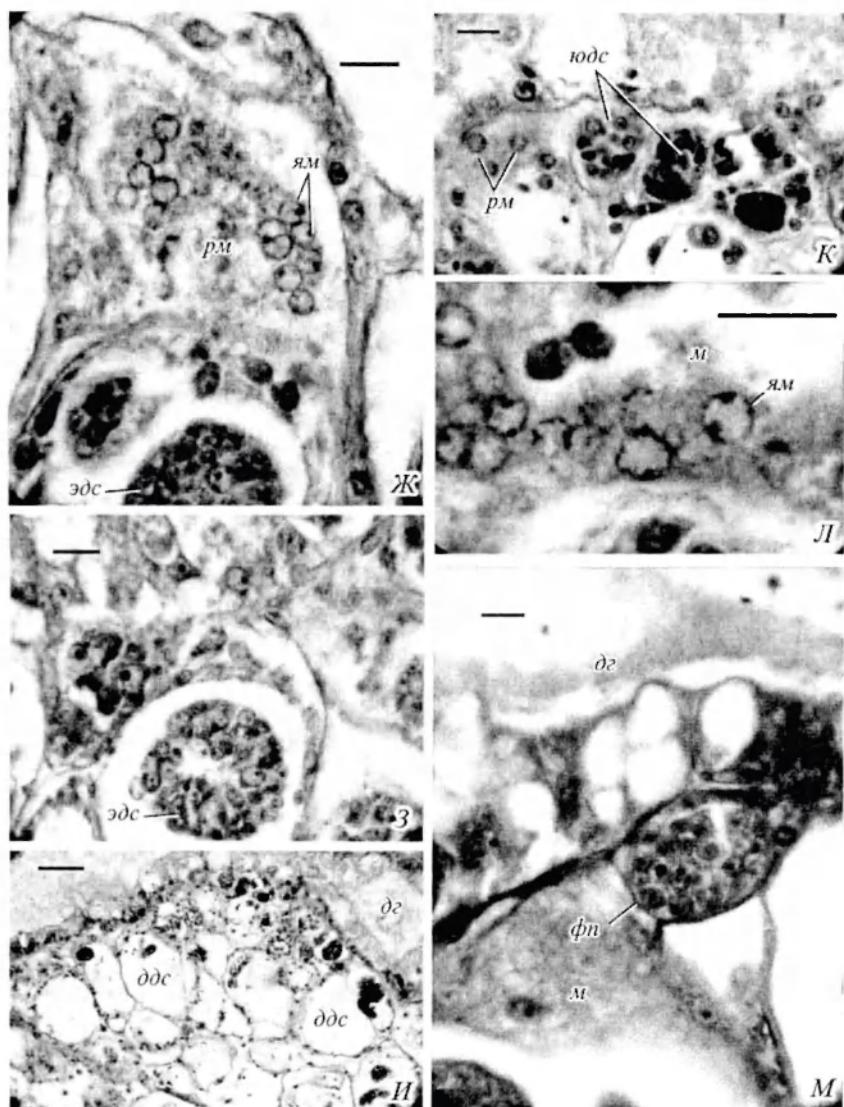


Рис. 1 (продолжение).

экземплярами. В подавляющем большинстве к внутренним органам непосредственно прилегают обычные зрелые спороцисты.

Строение самих зрелых спороцист остается практически таким же, каким оно было в «осенних» микрогемипопуляциях. Они имеют неправильную форму и в большинстве случаев содержат обширный шизоцель. Правда, у отдельных особей начинает увеличиваться объем матрикса. За его счет формируются перегородки, рассекающие полость спороцист на несколько изолированных камерах, в которых и располагаются развивающиеся эмбрионы. Очень редко встречаются экземпляры, у которых разросшийся матрикс почти целиком заполняет шизоцель (рис. 1, E). Состав клеточных элементов матрикса также претерпевает изменения. Только у отдельных особей сохраняются герминальные массы описанного выше типа. Как правило, клетки в матриксе располагаются неупорядоченно, многие из них проявляют явные признаки дегенерации (уплотнение цитоплазмы, «разбухание» ядер и т. д.). Сказанное относится и



Рис. 2. Герминальные массы дочерних спороцист *Sanguinicola armata*.

А — скопление матрикса с герминальной массой; Б — матрикс с ядрами, но без генеративных элементов.

Обозначения такие же, как на рис. 1. Об. 100х, ок. 10х.

Fig. 2. Germinal masses of *Sanguinicola armata* daughter sporocysts.

к ядрам самого матрикса. У отдельных спороцист в матриксе появляются довольно плотные скопления округлых прозрачных ядер, в примембранный зоне которых располагается узкая «каемка» гетерохроматина (рис. 1, Ж). Сам матрикс становится гетерогенным и рыхлым.

Отчетливо меняется состав эмбрионов, располагающихся внутри спороцист. Нам ни разу не удалось обнаружить зародышей церкарий. Это обстоятельство объясняет тот факт, что обследованные нами моллюски не эмитировали личинок, а заражение было обнаружено только при вскрытии. Эмбрионы имеют характерную округлую форму, а в самых крупных из них появляется щелевидный просвет, формирующийся за счет дегенерации части бластомеров. По сути дела, происходит формирование настоящего шизоцеля (рис. 1, З). Все это заставляет предполагать, что внутри дочерних спороцист формируются особи следующей генерации партенит.

Но самое главное, пожалуй, заключается в том, что эти размножающиеся дочерние спороцисты часто располагаются внутри более обширных «камер», обладающих собственной «стенкой» (рис. 1, Е). Как правило, это довольно плотная тонкая оболочка, в которой изредка удается обнаружить какие-то клеточные элементы. Иногда в просвете этих «камер» сохраняются участки матрикса с описанными выше дегенерирующими ядрами. Это обстоятельство позволяет нам трактовать «камеры» как дегенерирующие особи предшествующей генерации дочерних спороцист. В результате того,

что развивающиеся молодые спороцисты, представленные в этот момент времени описанными выше развивающимися эмбрионами, в свою очередь тоже не покидают «материнский» по отношению к ним организм, формируется характерная «матрешечная» система (рис. 1, Ж).

Летние пробы (июнь 2001 г.). В летние месяцы состояние локальных микрогемипопуляций партенит *S. armata* в моллюсках оказывается совершенно иным. Подавляющее большинство спороцист, заполняющих промежутки между органами, становятся «пустыми» (рис. 1, И). Лишь в отдельных особях удается обнаружить единичные эмбрионы развивающихся церкарий. Большие участки внутренностного мешка приобретают крупноячеистую структуру. При этом появляются многочисленные очаги соединительнотканного перерождения этой массы. Иногда внутри этих очагов удается различить остатки разрушающихся партенит. Да и в самих спороцистах процессы дегенерации выражены очень сильно. В некоторых особях усиленно разрастается матрикс, в котором группы описанных выше дегенерирующих ядер оказываются особенно многочисленными (рис. 1, Л). Гетерогенность матрикса заметно усиливается. Наиболее плотные его участки становятся отчетливо эозинофильными. Собственно клеточные элементы стенки тела часто отстают от самого наружного покровного слоя. Функционирующих герминальных масс в таких спороцистах обнаружить не удается. Отдельные клетки, морфологически напоминающие дифференцирующиеся генеративные элементы, хаотически располагаются в матриксе и остатках шизоцеля. Иногда удается наблюдать неспецифическое деление клеток, приводящее к появлению неправильных, рыхлых клеточных масс, причем значительные участки таких образований явно подвергаются дегенерации.

Совершенно иная картина наблюдается в участках, непосредственно прилегающих к дивертикулам гепатопанкреаса и веточкам гонады (рис. 1, И, К). Здесь почти сплошным слоем располагаются очень молодые спороцисты. Они характеризуются крайне небольшими размерами, имеют почти правильную овальную или округлую форму. Фактически все тело самых молодых особей представлено стенкой тела и массой слабодифференцированных клеток. В более крупных экземплярах появляются зачатки шизоцеля, группы дифференцирующиеся генеративные клетки и даже самые ранние эмбрионы.

Естественно, что прежде всего возникает вопрос об источнике появления этой генерации ювенильных особей. Проследить все детали этого процесса нам не удалось. Однако некоторые картины, наблюдаемые на гистологических препаратах (рис. 1, М), заслуживают специального упоминания. У зрелых дочерних спороцист, в которых уже могут проявляться описанные выше признаки дегенерации, на стороне, обращенной к поверхности дивертикулов гепатопанкреаса, появляются небольшие выросты, целиком заполненные массой слабодифференцированных клеток. Эти компактные клеточные группы отсекаются от общей полости спороцисты тонкой, но отчетливо выраженной перегородкой, которая соединяется непосредственно с самым наружным слоем покровов. В дальнейшем, по-видимому, происходит полное обособление таких отростков.

К сожалению, в литературе, как уже говорилось выше, практически отсутствуют подробные сведения и о строении спороцист сангвиниколид, и об особенностях их размножения. Полученные же нами данные пока не позволяют полностью реконструировать структуру микрогемипопуляции партенит *S. armata* и динамику ее изменений во времени, однако ряд моментов заслуживает, на наш взгляд, специального упоминания.

К числу твердо установленных фактов в первую очередь нужно отнести феномен смены генераций дочерних спороцист *S. armata* в зараженных моллюсках. Смена поколений партенит — явление достаточно широко распространенное у представителей самых разных таксонов сосальщиков, в том числе и у представителей групп, несомненно родственных сангвиниколидам. Правда, соответствующие данные по спирорхидам отсутствуют. А вот представители сем. Aporocotylidae и Schistosomatidae с этой точки зрения изучены достаточно полно (Добровольский и др., 1983; Галактионов, Добровольский, 1998). Так что в этом отношении сангвиниколиды не выбиваются из общего ряда trematod, входящих в состав отряда Schistosomatida Sudaricov, 1961.

Конкретные же детали процесса смены генераций оказываются различными. И у апорокотилид, и у шистосоматид зрелые особи очередной генерации дочерних партенит в конце периода генеративной активности (после завершения продукции церкарий) отрождают в гемоцель моллюска-хозяина несколько себе подобных особей, за счет которых постоянно пополняется локальная группировка паразитов. Ничего подобного у *S. armata* обнаружить не удалось. Отрождения спороцистами особей следующего партеногенетического поколения не происходит. В старых спороцистах после завершения эмиссии церкарий начинают формироваться зародыши спороцист следующей генерации, которые, как уже говорилось выше, не покидают материнский организм, а по мере роста постепенно заполняют его шизоцель. Только таким образом можно объяснить, на наш взгляд, появление «матрешечных» структур, довольно часто наблюдаемых в зараженных моллюсках из «весенней» и «летней» проб. Ничего подобного у других трематод до сих пор описано не было.

Не менее интересен вопрос и о способе формирования ювенильных спороцист, обнаруженных нами в моллюсках из «весенней» и главным образом из «летней» проб. Их появление совпадает с началом массовой дегенерации старых особей, подавляющее большинство которых к этому времени полностью утрачивает способность к нормальному партеногенетическому размножению. Об этом свидетельствует отсутствие в таких спороцистах эмбрионов и функционирующих герминальных масс. Именно такие спороцисты заполняют практически весь объем внутренностного мешка моллюска. В этой губчато-ячеистой массе начинается интенсивное формирование соединительнотканых узлов, в которых и происходит окончательная резорбция погибающих паразитов. У особей, расположенных в непосредственном контакте с остатками дивертикулов гепатопанкреаса, дегенерационные изменения хотя и идут, но несколько медленнее. В этой зоне непосредственно между tunica propria дивертикулов и прилегающими к ней спороцистами появляются упомянутые выше ювенильные особи. Последние по своим размерам часто уступают эмбрионам спороцист, которые в массе развиваются в моллюсках из «весенней» пробы. Но самое главное отличие заключается в их структуре. Даже самые «зрелые» из обнаруженных нами эмбрионов еще лишены настоящих покровов, хотя в них уже появляется зародыш шизоцеля. Клеточный состав эмбрионов весьма гетерогенен, ибо в них протекают отчетливо выраженные процессы клеточной дифференцировки.

Обнаруженные в моллюсках из «летней» пробы ювенильные особи характеризуются, по сути дела, альтернативными признаками: они обладают хорошо выраженными покровными структурами, а у самых «молодых» весь объем тела заполнен гомоморфной клеточной массой, представленной слабодифференцированными клетками. Подобные клеточные скопления, как уже говорилось выше, удавалось обнаружить в направленных в сторону дивертикулов гепатопанкреаса выростах старых спороцист. Все это позволяет предполагать, что в рассматриваемом случае мы имеем дело с каким-то новым, еще не описанным в литературе способом размножения спороцист *Digenea*.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 01-04-49646).

Список литературы

Азимов Д. А. Шистосоматиды животных и человека. Ташкент: Фан, 1975. 140 с.
Галактионов К. В., Добровольский А. А. Происхождение и эволюция жизненных циклов трематод. СПб.: Наука, 1998. 401 с.
Гладунко И. И. Особенности морфологии и биологии некоторых представителей рода *Sanguinicola* Plehn, 1905 // Матер. конф. Всесоюз. о-ва гельминтологов. Ч. 2. М., 1968. С. 81—87.
Добровольский А. А., Галактионов К. В., Мухамедов Г. К., Синха Б. К., Тихомиров И. А. Партеногенетические поколения трематод. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 108 с.
Скрябин К. И. Подотряд Schistosomatata // Трематоды человека и животных. Т. 5. М., 1951. 624 с.

Cheng T. C. Studies on the morphogenesisdevelopment and germ-cell cycle in the sporocysts and cercariae of *Glypthelmins pennsylvaniensis* Cheng // Proc. Pen. Acad. Sci. 1961. Vol. 35. P. 10—22.

Cribb T. H., Bray R. A., Littlewood D. T. J. The nature and evolution of the association among digeneans, molluscs and fishes // Intern. J. Parasitol. 2001a. Vol. 31. P. 997—1011.

Cribb T. H., Bray R. A., Littlewood D. T. J., Pichelin S. P., Herniou E. A. The Digenea // Interrelationships of the Platyhelminthes / Eds D. T. I. Littlewood, R. A. Bray. London, UK: Taylor and Francis, 2001b. P. 168—185.

Eismont L. Morphologische, systematische und Entwicklungs-geschichtliche Untersuchungen an Arten des Genus *Sanguinicola* // Bull. Int. Acad. Cracovie. 1926. SER. B. P. 877—964.

Evans W. A., Heckmann R. A. The life history of *Sanguinicola klamathensis* // Life Sci. 1973. Vol. 13. P. 1285—1291.

Kirk R. S., Lewis J. W. The life-cycle and morphology of *Sanguinicola inermis* Plehn, 1905 (Digenea: Sanguinicolidae) // Syst. Parasitol. 1993. Vol. 25. P. 125—133.

Køie M. The redia, cercaria and early stages of *Aporocotyle simplex* Odhner, 1900 (Sanguinicolidae). A digenetic trematoda which has a polychaete annelid as the only intermediate host // Ophelia. 1982. Vol. 21. P. 115—145.

Køie M. Peterson M. E. A new annelid intermediate host (*Lanassa nordenskioeldi* Malmgren 1866) (Polychaeta:Terebellidae) for *Aporocotyle* sp. and a new final host family (Pisces: Bothidae) for *Aporocotyle simplex* Odhner 1900 (Digenea: Sanguinicolidae) // J. Parasitol. 1988. Vol. 74. P. 499—502.

Lühe M. Parasitische Plattwürmer. 1: Trematodes // Die Süßwasserfauna Deutschlands. H. 17. Jena: Verlag v. G. Fisher, 1909. 216 S.

Martin W. E. Cercaria solemyae n. sp., probably a blood fluke, from the marine pelycypod, *Solemya velum* // J. Parasitol. 1944. Vol. 30. P. 191—195.

Martin W. E. Another annelid first intermediate host of a digenetic trematode // J. Parasitol. 1952. Vol. 38. P. 1—4.

McMichael-Phillips D. E., Lewis J. M., Thorndyke M. C. Ultrastructural studies on the miracidium of *Sanguinicola inermis* (Digenea: Sanguinicolidae) // Parasitology. 1992. Vol. 105. P. 435—443.

Scheuring L. Der Lebenszyklus von *Sanguinicola inermis* Plehn // Zool. Jahrb. 1923. Bd 44. S. 264—310.

Smith J. W. The blood flukes (Digenea: Sanguinicolidae and Spirorchidae) of cold-blooded vertebrates: Pt 1. A review of the literature published since 1971, and bibliography // Helminthol. Abstr. 1977a. Vol. 66. P. 255—294.

Smith J. W. The blood flukes (Digenea: Sanguinicolidae and Spirorchidae) of cold-blooded vertebrates: Pt 2. Appendix 1: Comprehensive parasite-host list; Appendix 2: Comprehensive host-parasite list // Helminthol. Abstr. 1977b. Vol. 66. P. 329—344.

Yamaguti S. The digenetic trematodes of vertebrates. Systema helminthum. New York; London, 1958. 1575 p.

СПбГУ, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 20.06.2002

PARTHENOGENETIC GENERATIONS OF *SANGUINICOLA ARMATA*
(TREMATODA: SANGUINICOLIDAE)

I. V. Sendersky, I. V. Kurbatov, A. A. Dobrovolsky

Key words: Trematoda, Sanguinicolidae, *Sanguinicola armata*, parthenogenetic, generation.

SUMMARY

Daughter sporocysts of *Sanguinicola armata* are represented by several generations, changes of which goes synchronously with the changes of year seasons. Young individuals beginning the reproductions form exclusively cercariae. The old sporocysts begin to produce sporocysts only. These young sporocysts do not quit the organism of the old sporocyst. Therefore, series of sporocysts inside other sporocysts are often observed in histological cross-sections. Germinal masses of daughter sporocysts of *S. armata* have some specific characters, which are not observed in analogous organs in daughter sporocysts of other trematode species.